

## A TÓMÉRET ÉS A FAJSZÁM KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉS BENTIKUS ÉS PLANKTONIKUS ALGÁK ESETÉN

Bolgovics Ágnes<sup>1</sup>, Borics Gábor<sup>2</sup>, Görgényi Judit<sup>3</sup>,

<sup>1</sup>Debreceni Egyetem Hidrobiológia Tanszék, 4032 Debrecen, Egyetem tér 1.

<sup>2,3</sup>MTA, ÖK, DK1, Tisza-kutató Osztály, 4026 Debrecen, Bem tér 18/c.

**Kivonat:** A fajszám-terület összefüggés az ökológia régóta kutatott témája. A jelenséget számos teresztris és makroszkopikus élőlény esetében tanulmányozták már, azonban mikroszkopikus szervezetek esetében ez az összefüggés kevés figyelmet kapott a biogeográfiai tanulmányokban. Munkánk célja az volt, hogy ezt a kapcsolatot feltárjuk két mikroszkopikus vízi élőlénycsoport, a bentikus kovaalgák és a fitoplankton esetén. Vizsgálatunk során  $10^{-2}$ - $10^8$  m<sup>2</sup> mérettartományba eső habitatokból vettünk bevonat és fitoplankton mintákat. A diverzitás mérőszámaként a taxonszámot használtuk. A bentikus kovaalgák esetén az összefüggés lineáris függvénnyel volt leírható. Ettől eltérően a fitoplankton esetén a terület-fajszám kapcsolatot több töréspont is jellemezte. A legkisebb mérettartományban növekedést nem tapasztaltunk, majd azt követően egy fajszám emelkedés jelentkezett, ami  $10^6$  m<sup>2</sup> mérettartományban tetőzött. Az ennél nagyobb víztereknél, nem várt módon csökkenés mutatkozott. A terület – fajszám összefüggések bentikus és planktonikus algáknál tapasztalt eltérő jellege a két élőlénycsoport ökológiai sajátosságainak különbségeivel, elsősorban a fajok eltérő terület igényével magyarázható.

**Kulcsszavak:** tó méret, fajszám, fitoplankton, kovaalga

### 1. Bevezetés

A fajszám-terület összefüggés az ökológia régóta kutatott témája (Gleason, 1922; Cáin & Castro, 1959; Preston, 1962; McArthur & Wilson, 1967; Williamson, 1989), s egyike azon összefüggéseknek melyeket az ökológusok alapvető törvényszerűségnek tartanak. Az elmélet szerint a fajszám a terület méretével együtt nő. Az összefüggés fontos szerepet játszott a populációbiológia, közösségi ökológiai és a szigetbiogeográfiai kutatások fejlődésében (Ricklefs & Lovette, 1999; MacArthur & Wilson, 1967). Ezen kívül gyakorlati szempontból is hasznos, ugyanis napjainkban a természetvédelem egyik legfontosabb feladata a biológiai sokféleség megőrzése, melynek alapja a fajok minimális terület igényének, ill. egy adott méretű terület eltartó képességének mind pontosabb ismerete. Mindezek a faj-terület összefüggés alapján adhatók meg.

A jelenséget számos élőlénycsoport esetében tanulmányozták. A közlemények nagy része azonban teresztris és makroszkopikus élőlények vizsgálatán alapszik, vízi példák igen ritkák a szakirodalomban (Smith és mtsai., 2005), s különösen igaz ez a mikroszkopikus szervezetekre. Annak ellenére, hogy a vízi környezet számos élőhelyet biztosít a különböző mikroszkopikus élőlénycsoportok számára, (bakterio-, fito- és zooplankton, fenéklakó algák, stb.) mely organizmusok jelentős szerepet töltenek be a vízi ökoszisztémákban, ezek a csoportok mégis kevés figyelmet kaptak a terület-fajszám elemzésekben. Felmerül tehát a

kérdés, hogy az a faj-terület kapcsolat, amelyet makroszkópikus élőlények esetében már igazoltak, vajon a mikrovilágra is érvényes-e? Munkánk célja az volt, hogy ezt az összefüggést feltárjuk két mikroszkopikus vízi élőlénycsoport, a bentikus kovaalgák és a fitoplankton esetén.

Kutatásunk során arra kerestük a választ, hogy milyen a kapcsolat a planktonikus valamint a bentikus algák aktuális diverzitása és az állóvizek mérete között? Hipotézisünk az volt, hogy amennyiben a mintavétel során kellően széles mérettartományt tekintenünk át, a terület-fajsza szám összefüggés (elméletileg levezethető) ún. logisztikus jellege (Archibald, 1949) igazolható.

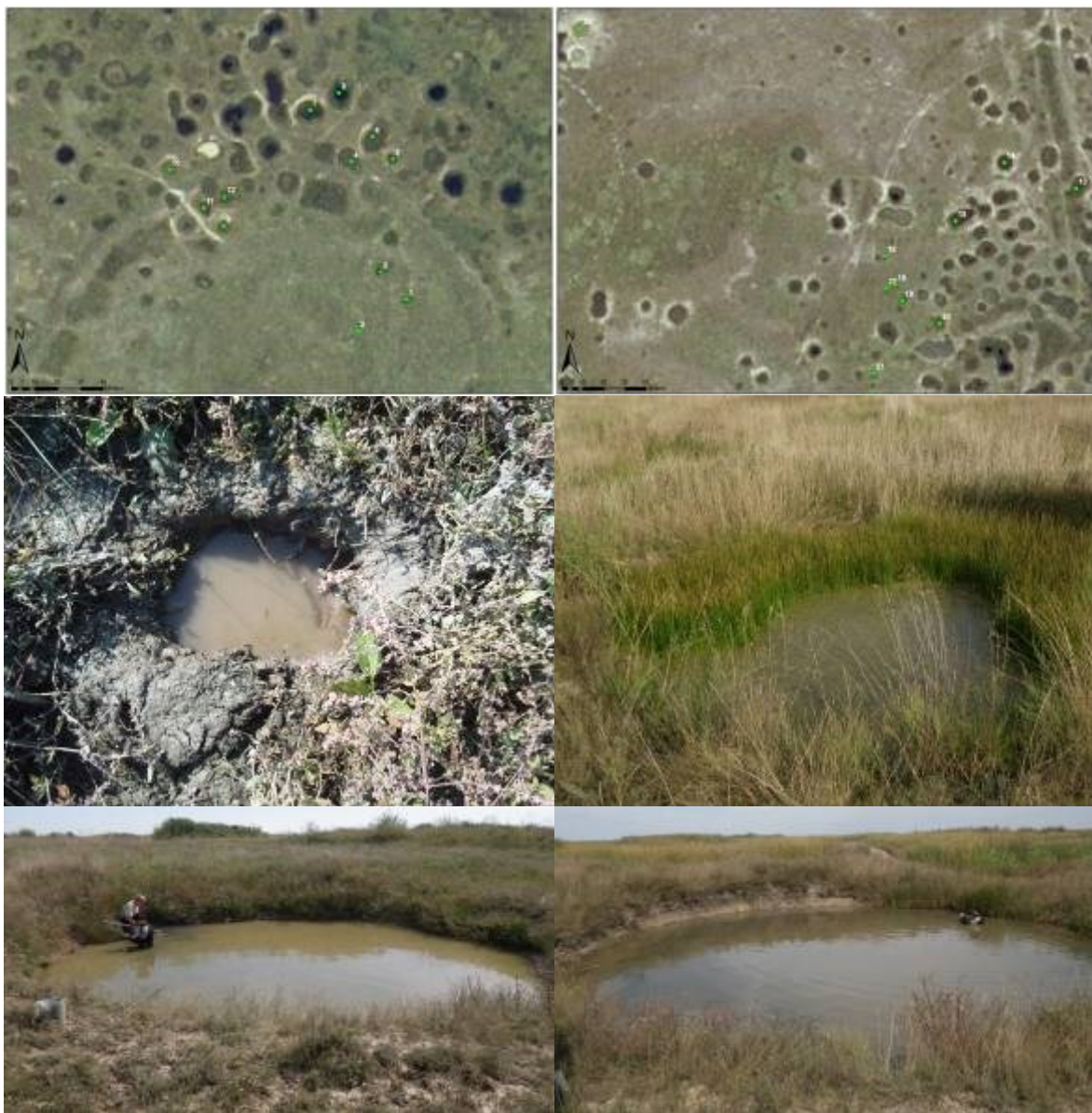
## **2. Anyag és módszer**

### **2.1. A mintavételi terület kijelölése**

Ahhoz, hogy elkerüljük a víztestek heterogenitásából és a közöttük lévő nagy távolságokból adódó bizonytalanságokat, olyan területet választottunk, ahol nagy számban találhatóak hasonló hidromorfológiai tulajdonságokkal rendelkező, egymáshoz közel lévő, de eltérő méretű vizek. Így mintavételi területként a Hortobágy térségében levő bombateret választottuk, mely Nagyvén község közigazgatási területéhez tartozik és Kunmadaras felől a Kunkápolnási mocsarak határolják. A terület kiterjed déli irányban egészen Karcagig, keletre pedig Nádudvar határáig. A terület egykor bombázó lőtérként működött, ahol a Magyar Légierő, a Luftwaffe és a Vörös Hadsereg gépei 1945-1989 között több ezer különböző méretű robbanó töltettel ellátott bombát vetettek le. Az intenzív bombázások eredményeként, az évtizedek alatt több,  $10^0$ - $10^2$  m<sup>2</sup> mérettartományba eső bombakráter keletkezett, melyek mára kicsiny (0,5-2 m mély) tavacskákká alakultak. Az így létrejött kis vizek hasonló hidromorfológiai tulajdonságokkal rendelkeznek és egymáshoz viszonylag közel helyezkednek el. A csapadéokban gazdag években, a bombatérhez közel található Kunkápolnási mocsarak felől érkező nagy mennyiségű víz elárasztja a területet, ami vizsgálataink szempontjából azért hasznos, mert ezáltal a terület mikroflórája vélhetően homogenizálódik.

A területet és környékét a bombázásokat követő években és napjainkban is legelőként hasznosították. A legelő állatok nyomán kisebb,  $10^{-2}$ - $10^{-1}$  m<sup>2</sup> mérettartományokba eső vizek is kialakulnak időszakos jelleggel. A mintavétel során arra törekedtünk, hogy valamennyi mérettartományba legalább öt víztér kerüljön.

Ahhoz azonban, hogy még nagyobb mérettartományt tekinthessünk át, kutatásunkba bevontuk néhány közelben lévő, nagyobb területű,  $10^3$ - $10^9$  m<sup>2</sup> nagyságrendű állóvíz, néhány Tisza holtmeder, valamint a nagyobb tavaink, így a Velencei-tó és a Balaton fitoplankton és kovaalga vizsgálatának eredményeit is. Így elemzéseinkbe a  $10^{-2}$  és  $10^9$  m<sup>2</sup> közötti mérettartományba eső habitatok kerültek bevonásra (1. ábra). Fitoplankton vizsgálatok során 64 víztestet mintáztunk meg, melyekből összesen 217 minta származik. A kovaalga vizsgálatok során összesen 117 minta eredményeit használtuk föl.



**1. ábra:** Mintavételi területek ( $10^{-2}$ - $10^9$  m<sup>2</sup>)

## **2.2. Mintavétel**

Az adatgyűjtésre és mintavételre 2011 szeptemberében került sor. A mintavétel során a rögzítettük a mintavételi helyek koordinátáit, meghatároztuk a vízterek alakját és méretét. Az elektromos vezetőképesség és a pH mérését a helyszínen végeztük. A fitoplankton mintavétel során felszíni mintát vettünk minden tó közepéből vödörrel, kisebb medencék esetén műanyag tartály segítségével. Minden egyes víztérből 0,2 l vízminta került begyűjtésre.

A kovaalga minták gyűjtése az adott víztérre legjellemzőbb aljzatról történt. A  $10^0$ - $10^2$  m<sup>2</sup> mérettartományba eső habitatok esetén vízi emergens makrofitonokról, a  $10^{-1}$  és  $10^{-2}$  m<sup>2</sup> mérettartományokba eső habitatok esetén pedig az iszapfelszínről, ugyanis ezeknél a vizeknél makrofiton állomány nem alakult ki.

Mind a fitoplankton, mind a kovaalga mintákat formalinnal (cc. 4 %) tartósítottuk és hűtőben tároltuk feldolgozásig. Azokból a tavakból és holtágakból, melyeket bevontunk vizsgálatainkba, a Környezetvédelmi Hatóságok monitoring programjaik részeként havonta vesznek mintákat. Az elemzéseknél a késő nyári időszakban vett minták fitoplankton és kovaalga adatait vettük figyelembe.

### **2.3. A fitoplankton minták feldolgozása, azonosítása**

Az alga taxonok határozása a hagyományos morfológiai jellemzők fénymikroszkópos vizsgálatán alapult. A tartósított fitoplankton mintákat alaposan felráztuk, majd 5 ml részmintát öntöttük a számláló kamrába. A mintákat 24 órán keresztül ülepedni hagytuk. A fitoplankton fajok azonosítása és az algataxonok relatív abundanciájának meghatározása Utermöhl (1958) módszere nyomán, fordított mikroszkóppal (ZEISS Axiovert-40 CFL) történt. A minta leülepedése után mintánként 400 egyed került megszámlálásra (sejtek, kolóniák vagy fonalak)  $320\times$  nagyításon. A morfológiailag közeli rokonságban álló taxonok azonosításához az algákat nagyobb nagyítás mellett is megvizsgáltuk ( $400\times$  és  $\times 1000$ ) hagyományos kutató mikroszkóppal (ZEISS Axioimager A2).

### **2.4. A kovaalgák preparálása és határozása**

A kovaalgák határozása a kovavázon (valva) kialakult mintázat, valamint a valva mérete és alakja alapján történik. Ahhoz, hogy ezek a határozó bélyegek jól láthatóak legyenek, tartós preparátumokat készítettünk (Ács és mtsai., 2012). A tartós preparátumokat  $1000\times$ -es nagyítás mellett vizsgáltuk, faji szintű határozást végezve, olaj immerziós lencse segítségével. Ennek során 400 valvát számoltunk meg. A 400 valva számolása 50-es felosztásban történt,

tehát a fajszámlálás során a 400 valvát 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400 felosztású táblázatba feljegyezve számoltuk meg. Így, az összesen 36 db minta mindegyike 8 almintára történő felosztásban lett feldolgozva. Ezzel a módszerrel még részletesebb adatelemzésre nyílt lehetőség.

A határozást a Süsswasserflora von Mitteleuropa kötetei, a Diatomeen im Süsswasser-Benthos von Mitteleuropa, valamint a Zur Revision der Gattung *Gomphonema* határozó könyvek alapján végeztük.

## **2.5. Statisztikai elemzés**

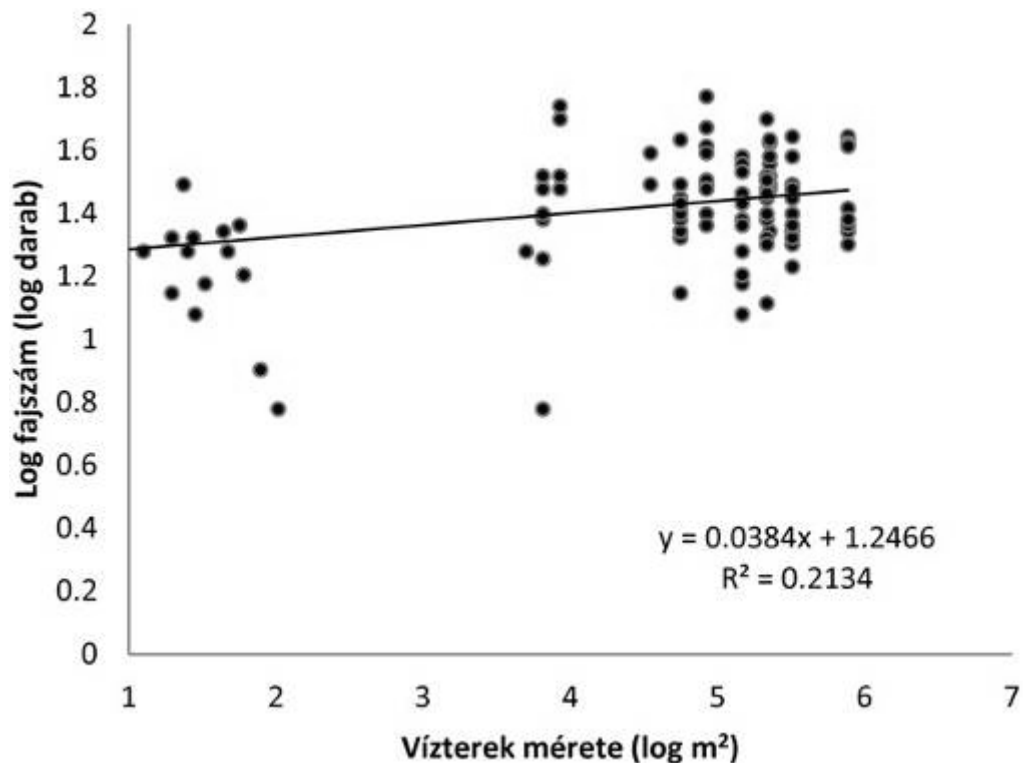
A statisztikai elemzésekhez bináris adatokat és a taxonok relatív abundancia adatait használtuk. Mivel vizsgálatunk célja az, hogy leírjuk a faj-terület összefüggést fitoplankton esetén, ezért minden olyan taxont kizártunk az elemzésből, melyek nem tekinthetők euplanktonikusnak (bentikus kovamoszatok, desmidiales rend bentikus képviselői és bentikus cianobaktériumok). Bár az Euglena rend fajai nem bevonat lakók, ismert, hogy kötődnek az üledék-víz és a levegő-víz határfelülethez (Walne & Kivic, 1990), így nem tekinthetők igazi planktonikus algáknak (Lackey, 1968). Vizsgálatunk során tehát az euglenákat és a bentikus szervezeteket nem vettük figyelembe. A terület–fajszám összefüggést log-log skálán ábráztuk, majd görbe illesztést végeztünk, a bentikus kovaalgák esetén lineáris függvényt, a fitoplankton esetén ún. „törött vonal regressziót” alkalmazva. A kovaminták almintázás jellegű feldolgozása lehetővé tette, hogy fajszámbecslést is végezzünk valamennyi mintára. A becslésre alkalmazott eljárások a Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, Bootstrap módszerek voltak. A becsléseket a Past program segítségével végeztük (Hammer és mtsai., 2001).

## **3. Eredmények**

A vizsgálat során a bombatér 36 víztestéből származó mintákban, összesen 148 fitoplankton és 176 kovaalga faj került azonosításra. Különösen fajgazdagnak bizonyultak az Euglenophyta (57) és Clorophyta (43) divíziók, valamint a *Nitzschia* (40), *Navicula* (35) és *Gomphonema* (17) nemzetségek.

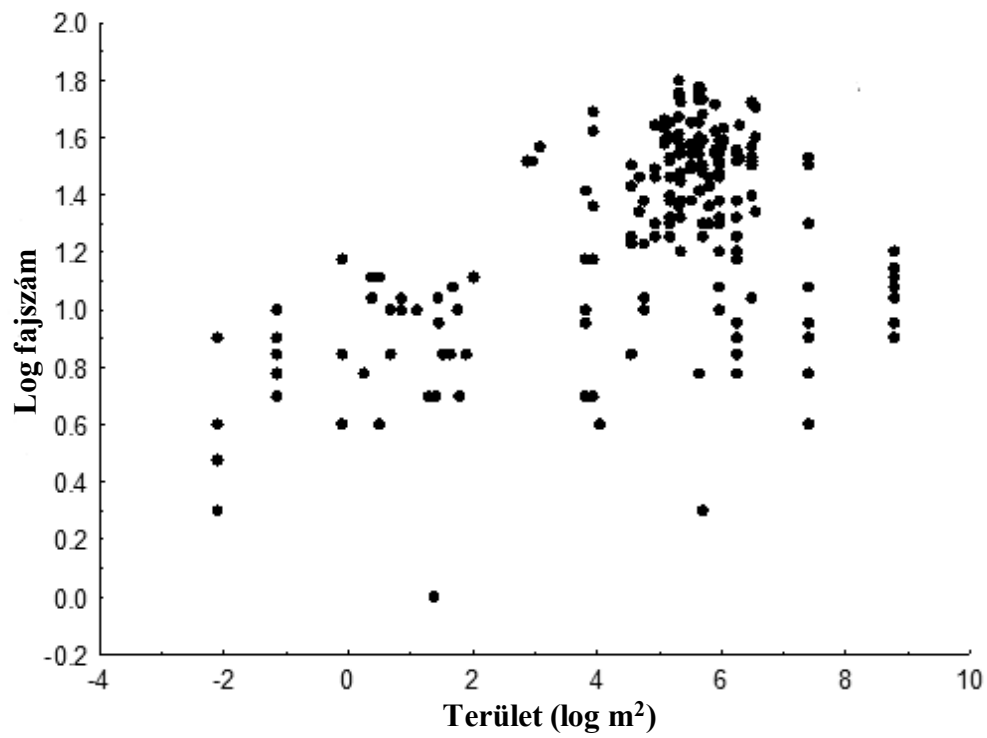
### **3.1. A mintavételi hely mérete és a fajszám közti kapcsolat leírása**

A kovaalgák esetén a Jacknife 1 függvény által becsült taxonszámot használtuk. A terület-fajszám összefüggés gyenge lineáris kapcsolatot mutatott (2. ábra). Az egyenes meredeksége mindössze 0,034 volt. A kismértékű növekedés annak volt köszönhető, hogy a legkisebb mérettartományokban ( $<10^0 \text{ m}^2$ ) a fajszám alacsony volt. E mérettartomány fölötti azonban lényeges eltérést nem tapasztaltunk.

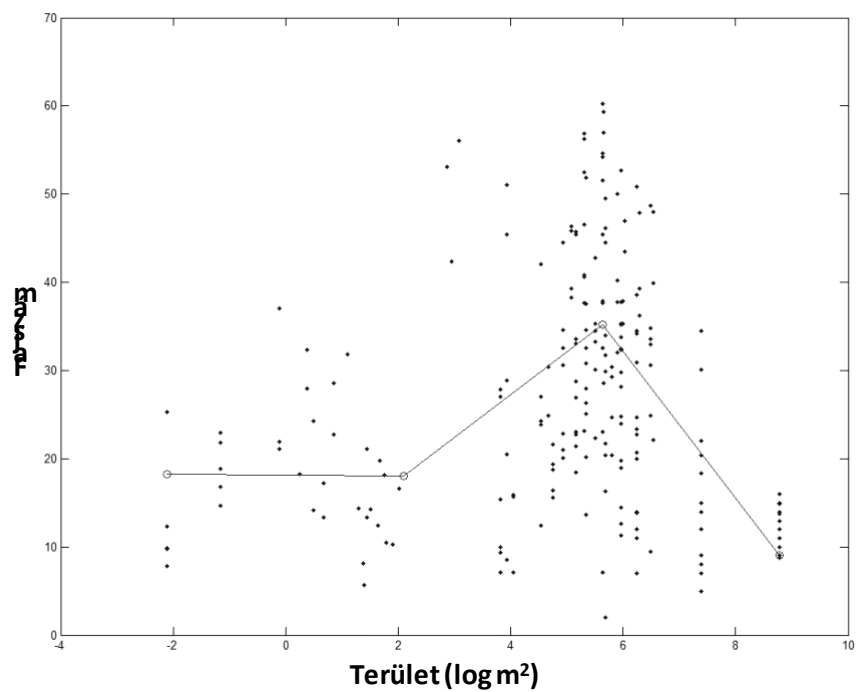


2. **ábra:** A log fajszám és a log terület közti kapcsolat kovaalgák esetén

Fitoplankton esetén a fajdiverzitás jellegzetes unimodális eloszlást mutatott a térbeli skála mentén (3. ábra). A  $10^{-2}$ - $10^2 \text{ m}^2$  mérettartományban az értékek nem tértek el egymástól jelentős mértékben, de a  $>10^2 \text{ m}^2$  mérettartománynál folyamatosan növekedés volt megfigyelhető. A fajok száma  $10^6 \text{ m}^2$ -nél tetőzött, majd azután folyamatosan csökkent. Különösen jól látható ez a 4. ábrán.

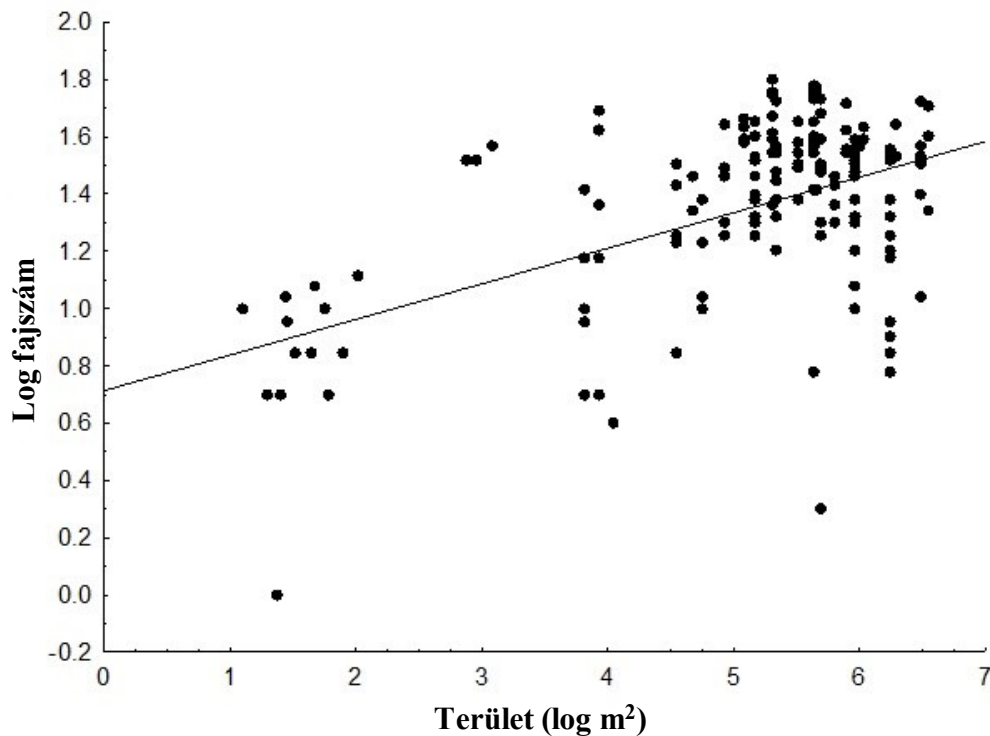


3. *ábra*: Fajszám-terület kapcsolata fitoplankton esetén



4. *ábra*: Fajszám-terület összefüggés fitoplankton esetén törött vonal módszerrel ábrázolva

A terület fajszám összefüggés a  $10^2$  - $10^6$  m<sup>2</sup>-es tartományban mutatott növekedést, ami lineáris modellel írható le (5. ábra). Az illesztett egyenes meredeksége 0,12 (SE = 0,019) volt.



5. ábra: A log fajszám és log terület közti kapcsolat fitoplankton esetén lineáris modellel

#### 4. Diszkusszió

Vizsgálataink legmeglepőbb eredménye az volt, hogy a fajszám-tó terület összefüggés a fitoplankton esetén unimodális volt, melynek csúcsa  $10^5$ - $10^6$  m<sup>2</sup> mérettartományra esett. Ez az eloszlás ellentmond a korábbi empirikus eredményeknek, melyek szerint a faj-terület összefüggést leginkább a hatvány vagy szigmoid modellekkel lehet megközelíteni (Dengler, 2009). Annak ellenére, hogy számos cikket publikáltak a faj-area görbékkel kapcsolatosan, a kapcsolatot leíró görbék alakját illetően nincs konszenzus. A szakirodalmat áttekintve e témában Rosenzweig (1995) úgy vélte, hogy a faj-terület görbe alakja a térbeli skála függvényében változik és lokálistól a globális szintig, s ez a faj-terület kapcsolat háromfázisú. Kis skálaméretnél (helyi szinten) a fajszám hirtelen megnő, közepes skálánál (táj és regionális szinten) a görbe ellaposodik, egyenletessé válik, a fajszám kiegyenlítődik, végül a nagy skálák esetén (interkontinentális térbeli skálától a világméretű skáláig) a fajgazdagság ismét növekedni fog. Hasonló S-alakú görbét kapott Schmida és Wilson (1985) is, akik makrofíton



faj-terület kapcsolatokat ábrázoltak lokálistól a globális skála szintjéig. Azzal érveltek, hogy a görbe jellegét négy biológiai tényező alakítja: niche kapcsolatok, élőhely diverzitás, tömeghatás, ökológiai ekvivalencia. Ezek a tényezők eltérő intenzitással jelennek meg a változó térbeli skálán. A niche kapcsolatokat kis skálájú, intenzív kölcsönhatásokból tevődnek össze és kis skálaméretnél, azaz nagyon lokális szinten ( $<1 \text{ m}^2$ ) ez a legjelentősebb tényező. A habitat diverzitás ( $<10^2 \text{ m}^2$ ) és a tömeghatás ( $10\text{-}10^6 \text{ m}^2$ ), mint egy a bevándorlást segítő tényező (Hubbel, 2001) közepes skálaméret esetén felelősek a görbe alakjáért. Míg az ökológiai ekvivalencia hozzájárulása a teljes fajkészlethez legnagyobb térbeli skálák esetén a legintenzívebb. Ez utóbbi fogalom arra a tényre utal, hogy a legnagyobb skálánál nagyszámú, közel azonos ökológiai tulajdonságú faj létezhet egymás mellett.

Fitoplankton vizsgálatunk eredményei azt mutatják, hogy a minta szintjén a terület-fajszám összefüggés nem közelíthető meg a már jól ismert hatvány, vagy szigmoid modellekkel, mert az u.n. kis sziget hatás (Brown & Lomolino, 1998) (jelen esetben kis tó hatás) mellett egy nagy tó hatásnak nevezhető jelenség is befolyásolja a görbe alakját, mely csökkenést idéz elő a fajszámban. Abban a tartományban, ahol jelentős fajszám növekedés volt tapasztalható, ott a faj-terület görbe becsült meredeksége ( $z$ ) 0,12 volt. Ez az érték általában 0,1 és 0,5 közé esik (Durrett & Levin, 1996), ehhez képest a vizsgálatunk során kapott  $z$  értéke rendkívül alacsonynak tekinthető. Ugyanakkor az általunk számított faj-terület görbe meredeksége szinte megegyezik azzal az értékkel, melyet Smith et al. (2005) közöltek fitoplankton esetén, ahol a  $z = 0,134$  volt.

A terület –fajszám összefüggés a  $10^6 \text{ m}^2$ -es mérettartományban tetőzött. E vizek esetén ismert, hogy bennük stabil hidro-meteorológiai viszonyok között számos fitoplankton faj mind horizontálisan, mind vertikálisan jelentős foltosságot mutat (Borics és mtsai., 2011). Ez a foltosság jelentős habitat-diverzitásra utal. Emellett, e vizek parti régiója az euplanktonikus fajok számára is változatos élőhelyeket biztosít, melyek szintén hozzájárulnak a fitoplankton gazdagságához. Úgy véljük, hogy a terület–fajszám összefüggések dinamikájáért felelős (korábban említett) mechanizmusok közül az élőhely-heterogenitás az mely alapvetően meghatározza az összefüggés jellegét a fitoplankton esetén. A planktonikus algák nagy diszpenzációs képességet mutatnak (Padisák, 2009), ami sikeressé és gyors kolonizálóká teszi őket. Terjedhetnek levegő által, vízárammal, emberi módon és az állatok révén is. A diszperziót követően csak akkor maradhatnak fenn, ha olyan vízterekbe kerülnek ahol tartós populációkat képesek létrehozni. Nagyobb tavak esetében kisebb a part és a nyíltvíz aránya, így azok gyakrabban homogenizálódnak szél hatására. Eredményeink úgy is interpretálhatók,

hogy a nagy tavak homogén, nyíltvízi területei kevésbé barátságos területek az újonnan érkező fajok számára, mint a térben heterogénebb kis és közepes méretű tavaké.

A fitoplanktonnal szemben a bentikus kovaalgák esetében már a meglehetősen kicsiny méretű vízterekben is kialakulnak a nagy fajgazdagságot biztosító körülmények. Az algák fajszáma már a  $10^0 \text{ m}^2$  ( $1 \text{ m}^2$ ) mérettartományban felugrott, és nem található jelentősen több faj az ennél nagyobb méretű vizek esetében sem. Hipotézisünk, mely szerint a görbe szigmoid jellege igazolható, ha elég széles mérettartományba eső vízterek fajszámát összevetjük, a bentikus kovaalgák aktuális diverzitása esetén sem állja meg a helyét. A vízterek széles mérettartományát átfogó vizsgálatunkban a fajszám és terület kapcsolatát logaritmizált értékek alapján ábrázoltuk. Így, egy lineáris görbét tudtunk illeszteni az adatokat ábrázoló pontfelhőre. Az összefüggést log-log felosztásban ábrázoló görbe meredekségét jellemző érték az ilyen jellegű vizsgálatokban, 0,1-0,5 közé esik (Durrett & Levin, 1996), esetünkben ez az érték 0,0384 volt, tehát a görbénk emelkedése meglehetősen csekély mértékű. Ez azt jelenti, hogy annak ellenére, hogy a vizsgált vízterek mérete 8 nagyságrendet is átölelt, s ezek között jelentős méretűek is voltak, a fajszám nem nőtt jelentősebb mértékben a terület méretének növekedésével. Amennyiben feltételezzük, hogy a terület–fajszám összefüggés jellegét a bentikus kovaalgák esetén is döntően a habitat-diverzitás alakítja, akkor a kis vízterek nagy fajgazdagsága annak köszönhető, hogy eltérően a fitoplanktontól, a habitatok diverzitása már a kis vízterekre is jellemző.

Az ember által előidézett élőhely fragmentáció felhívta a figyelmet arra a tényre, hogy minden faj rendelkezik egy úgynevezett minimális területigénnyel (Herkert, 1994).

(Minimális területigény alatt azt a habitat méretet értjük, amelynél az organizmusok életképes populációikat fenntartani képesek). Annak a kérdésnek a megválaszolása, hogy „Mekkora a minimális terület igénye a planktonikus és bentikus algafajoknak?”, részletesebb adat elemzést igényel. Ugyanakkor, már jelen vizsgálat eredményei is arra engednek következtetni, hogy a kisméretű élőhelyek védelme kiemelt fontosságú a mikroszkopikus szervezetek szempontjából.

## **5. Irodalomjegyzék**

Ács, É., Borics, G., Kiss, K. T., Várbíró, G. (2012). Módszertani útmutató a fitobentosz élőlénycsoport VKI szerinti gyűjtéséhez és feldolgozásához. Kézirat, pp. 47.

Archibald, E. E. A. (1949). The specific character of plant communities. II. A quantitative approach. *Journal of Ecology*, 37:260-27.

- Borics, G., Abonyi A., Krasznai E., Várbió G., Grigorszky I., Szabó S., Deák Cs., Tóthmérész B. (2011). Small-scale patchiness of the phytoplankton in a lentic oxbow. *Journal of Plankton Research*, 33:(6) 973-981.
- Brown, J. H., Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts
- Cain, S. A. & Castro G. M. (1959). *Manual of vegetation analysis*. Harper and Brothers Publ., New York. 325 p.
- Dengler, J. (2009). Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36, 728–744.
- Durrett, R. & Levin, S. (1996). Spatial models for species–area curves. *J. Theor. Biol.*, 179, 119–127.
- Gleason, H. A. (1922). On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Herkert, J. R. (1994). The effects of habitat fragmentation on Midwestern grassland bird communities. *Ecological Applications*, 4:461–471.
- Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Lackey, J. B. (1968). Ecology of Euglena. In Buetow, D.E. (ed.) *The Biology of Euglena*. New York, USA, Academic Press, pp. 28–44.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Padisák, J. (2009). The phycogeography of freshwater algae. In: Likens GE (ed.) *Encyclopedia of Inland Waters* 1. Oxford Academy Press :1 Elsevier Science Publishers, 219-223.
- Preston, F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology*, 43, 187–215.
- Ricklefs, R. E. and I. J. Lovette. (1999). The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1142-1160.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time* Cambridge: Cambridge University Press.

- Schmida, A. & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1-20.
- Smith, V. H., Foster B. L., Grover J. P., Holt R. D., Leibold M. A., F. de Noyelles Jr. (2005). Phytoplankton species richness scales consistently from laboratory microcosms to the world's oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102:(12) 4393-4396.
- Utermöhl, H. (1958). Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. Int. ver. Theor. Angew. Limnol.*, 9, 1–38.
- Walne, P. L. & Kivic P. A. (1990). Euglenida. In Margulis, L., Corliss, O., Melkonian, M., Chapman, D.J. (eds) *Handbook of Protoctista*. Boston, USA, Jones&Bartlett Publishers, pp. 270–287.
- Williamson, M. (1989). The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. *Journal of Biogeography*, 16: 3-4.